

Essai de classification de la sous-famille des Procamlaninae (Nematoda, Camallanidae)

par Annie J. PETTER *

Résumé. — Une liste des espèces de la sous-famille des Procamlaninae est donnée, où l'on tente de classer les espèces suivant leurs affinités réelles.

Un nouveau genre est créé : *Onchocamallanus* n. g. ; les espèces suivantes y sont transférées *O. bagarii* (Karve et Naik, 1951) n. comb. (= *Procamlanus bagarii* Karve et Naik, 1951 ; = *P. aspiculus* Khera, 1955) et *O. globoconchus* (Ali, 1960) n. comb. (= *Procamlanus globoconchus* Ali, 1960 ; = *P. ophicephalus* Ali, 1960).

Des hypothèses sont émises sur l'origine et les voies de dispersion de la sous-famille, basées sur l'étude des caractères évolutifs et sur les affinités morphologiques entre les espèces des différentes régions.

Abstract. — A list of the species of the subfamily Procamlaninae is presented ; we attempt to classify the species according to their real affinities.

A new genus, *Onchocamallanus* is erected ; the following species are transferred to it : *O. bagarii* (Karve and Naik, 1951) n. comb. (= *Procamlanus bagarii* Karve and Naik, 1951 ; = *P. aspiculus* Khera, 1955) and *O. globoconchus* (Ali, 1960) n. comb. (= *Procamlanus globoconchus* Ali, 1960 ; = *P. ophicephalus* Ali, 1960).

Hypothesis are presented regarding the origin and the dispersion ways of the sub-family, based on the study of the evolutive characters and morphological affinities between species of different geographical regions.

INTRODUCTION

La sous-famille des Procamlaninae Yeh, 1960, groupe les genres de Camallanidae à capsule buccale continue, non séparée en deux valves.

Suivant les classifications adoptées par IVACHKIN, SOBOLEV et KHROMOVA, 1971, et CHABAUD, 1975, les genres *Thelazo* Pearse, 1933, et *Indocamallanus* Chakravarty, Majumdar et Sain, 1963 (= *Neocamallanus* sensu Chakravarty, Majumdar et Sain, 1961) et les sous-genres *Monospiculus* Ali, 1956, *Isospiculus* Ali, 1956, *Procamlanus* sensu Ali, 1956 et *Aspiculus* Ali, 1960, fondés sur les pièces copulatrices mâles ou sur la présence ou l'absence d'ailes caudales, ne sont pas reconnus. Il a en effet été montré que les seuls caractères valables au niveau générique chez les Camallanidae sont les caractères de la capsule buccale, car ils traduisent l'évolution phylogénique du groupe (voir CAMPANA-ROUGET, 1961). Les Procamlaninae comprenaient alors jusqu'à présent trois genres : *Procamlanus* Baylis, 1923, *Spirocamlanus* Olsen, 1952, et *Malayocamlanus* Jothy et Fernando, 1970.

* Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05.

Plusieurs auteurs considèrent *Spirocamallanus* comme un simple sous-genre de *Procamallanus*, car l'ornementation de la capsule buccale ne leur paraît pas présenter un aspect assez uniforme pour justifier la création d'un genre séparé. Nous préférons conserver le genre et créer pour les espèces à crêtes de la capsule orientées transversalement le nouveau genre *Onchocamallanus* (voir plus loin).

Au niveau spécifique, les caractères différentiels généralement utilisés pour créer de nouvelles espèces sont le nombre et la longueur des spicules, la présence d'un gubernaculum, le nombre et la disposition des papilles cloacales, la forme de la capsule buccale, le nombre des crêtes spiralées, la position de la vulve. Cependant beaucoup de ces caractères présentent une grande variation individuelle et doivent être utilisés avec prudence. Les tableaux dichotomiques qui utilisent ces caractères, en particulier le nombre des pièces copulatrices mâles, ont l'inconvénient de placer en des positions très éloignées des espèces très voisines et peut-être même synonymes, ce qui rend difficiles les déterminations.

Nous nous sommes donc efforcée de présenter une liste qui groupe les espèces présentant le plus d'affinités morphologiques réelles, correspondant en général à des hôtes zoologiquement proches et de régions géographiques voisines. De nombreuses synonymies sont certainement à établir dans cette liste, mais comme nous n'avons pas examiné nous-même les spécimens, nous préférons citer toutes les espèces décrites en signalant simplement les synonymies qui ont déjà été proposées.

Auparavant, nous donnerons quelques précisions sur les papilles cloacales et les pièces copulatrices des mâles, car il existe des divergences entre les auteurs dans l'interprétation de ces pièces.

1. Papilles cloacales

Ces papilles comprennent :

— Des papilles pré-cloacales, disposées en deux rangées sub-ventrales ; leur nombre varie de deux à dix paires.

— Des papilles ad (ou circum)-cloacales, situées ventralement de part et d'autre de l'ouverture cloacale ; ces papilles sont au nombre de une à trois paires, avec des variations individuelles possibles chez certaines espèces ; elles ne se voient nettement qu'en vue ventrale et existent certainement chez de nombreuses espèces où elles ne sont pas signalées ; une diagnose fondée sur leur présence ou leur absence est donc hasardeuse. Certains auteurs les dérivent comme de simples ornements n'ayant pas valeur de papilles.

Ces papilles ne doivent pas être confondues avec les papilles situées au niveau du cloaque, mais en position sub-ventrale dans l'alignement des pré-cloacales ; nous avons compté ces dernières dans les pré-cloacales pour l'établissement de notre classification.

— Des papilles post-cloacales qui sont souvent réparties en deux groupes : un groupe antérieur de trois à cinq paires et une paire postérieure isolée près de l'extrémité caudale.

2. Pièces copulatrices mâles

En règle générale, il existe deux spicules le plus souvent inégaux, le gauche étant plus petit et moins chitinisé, et ayant tendance à disparaître. L'absence complète du spicule

gauche n'a pas de valeur au niveau générique, mais elle nous paraît en avoir une au niveau spécifique, car elle semble constante chez tous les mâles d'un même lot, recueillis dans un même lieu ou chez une même espèce de Poisson.

Les deux spicules sont absents chez deux espèces : *Spirocamallanus berdii* Khan et Yaseen, 1969, et *Procamallanus aspiculus* Khera, 1955 ; nous verrons plus loin que, d'après CAMPANA-ROUGET, cette dernière espèce est vraisemblablement une forme juvénile de *Onchocamallanus bagarii*, dont les spicules ne sont pas encore chitinisés. Un seul mâle a été décrit chez *Spirocamallanus berdii*, et peut-être s'agit-il également d'une forme juvénile.

Chez certaines espèces, il existe d'une part un spicule situé à droite, d'autre part une pièce de très petite taille, qui est interprétée suivant les auteurs soit comme un spicule, soit comme un gubernaculum ; chez un groupe de *Procamallanus* asiatiques, cette pièce est divisée en deux branches à son extrémité antérieure ; elle est alors décrite tantôt comme un spicule, tantôt comme un gubernaculum, tantôt comme l'ensemble de ces deux pièces à demi fusionnées ; seules des coupes histologiques pourraient montrer quelle est la signification réelle de ces pièces, mais les différentes interprétations qui en ont été données ont entraîné des erreurs dans l'élaboration des tableaux dichotomiques, certains espèces extrêmement voisines ou même synonymes se trouvant opposées par la présence ou l'absence d'un gubernaculum.

Quelques espèces sans affinités spéciales entre elles présentent deux spicules et un gubernaculum indépendant.

LISTE DES ESPÈCES

I. Capsule buccale à paroi interne lisse : genre *Procamallanus* Baylis, 1923 (= *Neocamallanus sensu Chakravarty, Majumdar et Sain, 1961, nec sensu Ali, 1957* ; = *Indocamallanus Chakravarty, Majumdar et Sain, 1963*).

A. Nombre des papilles pré-eloacales compris entre sept et dix paires.

1. Queue de la femelle arrondie à l'extrémité, ou terminée par une à trois pointes. Parasites de Poissons.

a — Capsule buccale munie près de son bord antérieur de quatre pièces chitinoïdes bordées postérieurement par une frange d'éléments foliacés (« leaf-crowns »)¹. Parasites de *Wallago attu* (Siluriformes) aux Indes.

Spicules égaux :

— *P. mehrii* Agarwal, 1930 ; femelle redécrite par KHERA, 1955.

Spicules inégaux :

— *P. attui* Pande, Bhatia et Rai, 1963 (= *P. mehrii sensu Karve, 1941*) ; redécrite par KARVE, 1941 et SOOD, 1967.

1. La nature exacte de ces « leaf-crowns » est difficile à déterminer : pour certains auteurs, il s'agit d'éléments chitinoïdes portés par les quatre pièces qui bordent l'ouverture de la capsule buccale, pour d'autres, de glandes unicellulaires ou d'excroissances de la paroi du corps.

En dehors du caractère de la capsule buccale, ces espèces se distinguent des autres espèces indiennes par leur grande taille et leur localisation aberrante : elles ont été trouvées plusieurs fois dans la cavité générale et la vessie natatoire.

b — Capsule buccale dépourvue antérieurement de frange d'éléments foliacés.

α. Pièces copulatrices comprenant un spicule de forme simple et une pièce divisée en deux branches à son extrémité antérieure, interprétée tantôt comme un gubernaculum, tantôt comme l'ensemble de ces deux pièces partiellement soudées. Parasites de Clariidae (principalement *Heteropneustes fossilis*) dans la région indo-malaise.

— *P. spiculogubernaculus* Agarwal, 1958 ; quatre paires de papilles pré-elocales seulement sont signalées dans la description originale, mais elles n'ont vraisemblablement pas toutes été vues.

— *P. daccal* Gupta, 1959 ; redécrite par SOOD, 1967.

— *P. confusus* Fernando et Furtado, 1963 ; mise en synonymie avec *P. daccal* par SOOD, 1967 et avec *P. spiculogubernaculus* par SAHAY, SINHA et SINGH, 1970.

— *P. chakravartyi* Fernando et Furtado, 1963 (= *Neocamallanus heteropneusti* sensu Chakravarty, Majumdar et Sain, 1961 ; = *Indocamallanus heteropneusti* Chakravarty, Majumdar et Sain, 1963) ; mise en synonymie avec *P. daccal* par SOOD, 1967.

— *P. mathurai* Pande, Bathia et Rai, 1963 ; mise en synonymie avec *P. daccal* par SOOD, 1967.

— *P. hindenensis* Lal, 1965.

— *P. magurii* Lal, 1965.

— *P. devendri* Sinha et Sahay, 1966.

— *P. ottuei* Varma et Varma, 1971.

β. Pièces copulatrices constituées par un ou deux spicules à extrémité antérieure simple ; le plus petit est quelquefois interprété comme un gubernaculum.

— Parasites de Poissons d'eau douce asiatiques. Position de la vulve variant de légèrement pré-équatoriale aux 3/4 du corps ; spicule droit non terminé en harpon.

• Deux spicules de petite taille (le plus grand inférieur à 140 μm) ; spicule-ratio variant de 1:1 à 1:3. Parasites de Siluriformes et Channiformes.

Spicules égaux :

— *P. planoratus* Kulkarni, 1935.

Spicules inégaux :

— *P. heteropneustus* Ali, 1956.

— *P. clarius* Ali, 1956 ; redécrite par FERNANDO et FURTADO, 1963 ; mise en synonymie avec *P. heteropneustus* par AGRAWAL (1966).

— *P. malaccensis* Fernando et Furtado, 1963.

— *P. parvulus* Furtado et Tan, 1973.

— *P. fukiensis* Wang et Ling, 1975.

• Deux spicules égaux de grande taille (supérieurs à 1 mm). Parasite de *Heteropneustes fossilis* (Clariidae) aux Indes.

— *P. muelleri* Agrawal, 1966.

• Deux spicules très inégaux : spicule-ratio de 1:5 ; grand spicule compris entre 148 μm et 164 μm ; région postérieure de la capsule buccale de structure complexe. Parasites de *Mastacembelus armatus* (Mastacembelidae, Pereiformes) aux Indes.

— *P. bilaspurensis* Gupta et Duggal, 1973.

— Parasites de Poissons d'eau douce africains (principalement Siluriformes, mais également Cypriniformes, Mormyriiformes, Tetraodontiformes et Pereiformes). Position de la vulve variant de légèrement pré à légèrement post-équatoriale ; spicule droit non terminé en harpon ; petit spicule compris suivant les descriptions entre 40 μm et 114 μm , grand spicule compris entre 129 μm et 240 μm .

— *P. laeviconchus* (Wedl, 1862) ; redécrite par BAYLIS, 1923, TÖRNQUIST, 1931, CAMPANA-ROUGET, 1961, MORAVEC, 1975.

— Parasites d'Anguilliformes à Madagascar. Vulve légèrement post-équatoriale. Un seul spicule terminé en harpon.

— *P. armatus* Campana-Rouget et Therezien, 1965.

— Parasites de Perciformes en mer Rouge. Vulve nettement pré-équatoriale. Spicules égaux, longs de 320 μm et 133 μm ; spicule droit non terminé en harpon.

— *P. sphaeroconchus* Törnquist, 1931.

2. Queue de la femelle munie de nombreuses pointes (de 5 à 10). Parasites de Batraciens en Afrique.

Deux spicules :

— *P. brevis* Kung, 1948.

Un spicule :

— *P. slomei* Southwell et Kirschner, 1937.

B. Nombre des papilles pré-éloaeales égal à trois paires.

1. Spicules de forme simple. Parasites de Siganidae (Perciformes) au Japon et aux Célèbes.

a — Capsule buccale dépourvue d'anneau transversal, gubernaculum absent.

— *P. sigani* Yamaguti, 1935.

— *P. lonis* Yamaguti, 1941.

b — Capsule buccale pourvue d'un épaissement interne en forme d'anneau transversal, gubernaculum présent.

— *P. annulatus* Yamaguti, 1954.

2. Petit spicule à extrémité distale bifide. Parasite de Cichlidae (Perciformes) d'eau douce au Brésil.

— *P. peraccuratus* Pinto, Fabio, Noronha et Rolas, 1976.

C. Espèces non classées.

Les espèces suivantes n'ont pas été classées, soit parce que les mâles sont inconnus, soit parce qu'elles sont insuffisamment décrites.

— *P. glossogobii* (Pearse, 1933), parasite de *Glossobius giurus* (Gobiidae, Perciformes) au Siam.

La description est insuffisante pour que l'on puisse déterminer le nombre des papilles pré-cloacales. L'espèce se caractérise par sa vulve très antérieure (1/5 antérieur du corps).

— *P. sp.* Mawson, 1957, parasite de *Sigmanum* à l'île Héron (côte du Queensland).

Les femelles sont seules connues ; par leur grande taille et leur vulve pré-équatoriale, elles se rapprochent du groupe *sigani-loni-annulatus*.

— *P. sp.* Vuylsteke, 1964, parasite de *Synodontis notatus* (Bagridae, Siluriformes) en Afrique.

Seule une extrémité antérieure est connue ; l'auteur ne donne aucune description, mais signale la présence d'une petite dent dans le fond de la capsule buccale.

— *P. sp.* Petter, 1978, parasite de *Ompok sp.* (Siluridae, Siluriformes) en Malaisie.

Les femelles sont seules connues ; elle sont caractérisées par la présence d'un épaississement interne en forme d'anneau dans la capsule buccale, semblable à celui qui est décrit chez *P. annulatus*.

II. Capsule buccale à paroi interne ornée de crêtes transversales interrompues ; trois projections chitinoïdes dressées dans le fond de la capsule. Parasites de Poissons d'eau douce (Siluriformes et Channiformes) aux Indes : genre *Onchocamallanus n. g.*

La création d'un genre séparé pour les espèces qui possèdent ces caractères nous semble justifiée : leurs capsules buccales présentent en effet une structure très homogène qui les oppose à celles des autres *Procamallaninae* ; les pièces chitinoïdes du fond de la capsule, décrites de façon différente suivant les auteurs, semblent bien d'après les figures correspondre aux mêmes structures. Nous donnons pour le genre la diagnose suivante :

Camallanidae. Caractères de la famille. Capsule de forme globuleuse, non séparée en deux valves latérales ; paroi interne de la capsule ornée d'épaississements en forme de crêtes transversales interrompues ; trois projections chitinoïdes arrondies au sommet dressées dans le fond de la capsule.

Parasites de Poissons.

ESPÈCE-TYPE : *O. bagarii* (Karve et Naik, 1951) n. comb. (= *Procamallanus bagarii* Karve et Naik, 1951 ; = *Procamallanus aspiculus* Khera, 1955, nec *P. aspiculus* sensu Majumdar, 1961).

SUIVANT CAMPANA-ROUGET (1961), nous considérons *Procamallanus aspiculus* comme une forme juvénile de *O. bagarii*. Se fondant sur l'absence de spicules et de gubernaculum,

MAJUMDAR attribue à *Procamallanus aspiculus* des spécimens présentant une capsule buccale à épaississements spiralés d'aspect très différent de celle décrite par KHERA ; nous pensons donc que cette attribution est erronée.

Autres espèces :

— *O. globoconchus* (Ali, 1960) n. comb. (= *Procamallanus globoconchus* Ali, 1960) ; redécrite par GUPTA et DUGGAL, 1973.

— *O. ophicephalus* (Ali, 1960) n. comb. (= *Procamallanus ophicephalus* Ali, 1960) ; AGRAWAL (1966), met cette espèce en synonymie avec la précédente.

III. *Capsule buccale à paroi interne ornée de crêtes spiralées* : genre *Spirocamallanus* Olsen, 1952.

A. Ailes caudales bien développées et soutenues par les papilles cloacales pédonculées ¹.

1. Nombre des papilles pré-cloacales au moins égal à cinq paires.

a — Queue de la femelle arrondie à l'extrémité, ou terminée par une à trois pointes. Parasites de Poissons d'eau douce asiatiques. Vulve post-équatoriale. Spicules inégaux, le petit (parfois absent) inférieur à 100 μ m, interprété par certains auteurs comme un gubernaculum.

α . 8 à 9 paires de papilles pré-cloacales ; crêtes spiralées de la capsule buccale interrompues. Parasites de Siluriformes en Chine et au Japon.

— *S. parasiluri* (Fujita, 1927) ; redécrite par YAMAGUTI, 1935.

— *S. fulvidraconis* (Li, 1935) (= *S. siluri* Osmanov, 1964, d'après SKRYABINA, 1971).

β . 5 à 7 paires de papilles pré-cloacales ; crêtes spiralées de la capsule buccale généralement continues, tout au moins la majorité d'entre elles. Parasites de Poissons d'eau douce, principalement Siluriformes, mais aussi Channiformes (Channidae), Ostéoglossiformes (Notopteridae) et Perciformes (Anabantidae) dans la région indo-pakistanaise.

— *S. gubernaculus* (Khera, 1955).

— *S. chauhani* Sahay, 1966 ; mise en synonymie avec *S. gubernaculus* par SOOD, 1968.

— *S. ompoci* Majumdar et Datta, 1972.

Ces espèces semblent se distinguer des suivantes par une arrière-cavité buccale bien développée, visible sur les figures ; toutefois, l'existence de cette arrière-cavité n'est signalée que dans la description de KHERA.

— *S. singhi* (Ali, 1956) ; redécrite par SOOD, 1967.

1. La division en deux grands groupes basé sur le développement des ailes caudales et la longueur des pédoncules des papilles caudales est arbitraire car il existe tous les intermédiaires entre ailes caudales « développées » et « étroites » et entre papilles cloacales « pédonculées » et « légèrement pédonculées » ; nous préférons cependant garder cette division car elle permet de grouper tous les parasites de Characidae sud-américains qui s'opposent aux autres espèces par leurs caractères aberrants.

- *S. hyderabadensis* (Ali, 1956) ; mise en synonymie avec *S. singhi* par AGRAWAL, 1966.
- *S. viviparus* (Ali, 1956) ; mise en synonymie avec *S. singhi* par AGRAWAL, 1966.
- *S. vachai* Sinha et Sahay, 1965.
- *S. vittatusi* (Sood, 1967).
- *S. gomtii* (Sood, 1967).
- *S. fasciatusi* (Sood, 1967).
- *S. timmi* Bashirullah, 1973.
- *S. intestinecolas* Bashirullah, 1973 (= *S. olseni* sensu Bashirullah, 1973, nee sensu Campana-Rouget et Razarihelissoa, 1965).
- *S. notopteri* Bashirullah et Hafizuddin, 1973.
- *S. inglisi* Bashirullah et Hafizuddin, 1973.

b — Queue de la femelle terminée par de nombreuses pointes. Parasite de Batracien en Afrique.

- *S. xenopodis* (Baylis, 1929).

2. Nombre des papilles pré-cloacales inférieur à cinq paires, en général de trois paires. Parasites de Poissons marins (principalement Perciformes) dans le monde entier et de Poissons d'eau douce (principalement Siluriformes) en Afrique, en Amérique et en Australie. Vulve généralement pré-équatoriale. Spicules inégaux, le petit au moins égal à 100 μ m.

— Parasites de Perciformes marins dans la région indo-pakistanaise.

- *S. berdii* Khan et Yaseen, 1969.
- *S. alii* (Kalyankar, 1971) (= *S. mazabukae* sensu Khan et Yaseen, 1969, d'après PETER, 1978) ; l'espèce se distingue des autres espèces du groupe par la présence d'un gubernaculum.
- *S. sihamai* Khan et Begum, 1971.
 - Parasites de Perciformes marins à Nossi-Bé (Madagascar).
- *S. olseni* Campana-Rouget et Razarihelissoa, 1965.
 - Parasites de Perciformes d'eau douce en Australie.
- *S. murrayensis* (Johnston et Mawson, 1940).
 - Parasites de Perciformes marins en mer Rouge.
- *S. tornquisti* Campana-Rouget, 1961 (= *S. spiralis* sensu Törnquist, 1931, nee *Procamallanus spiralis* Baylis, 1923) ; l'espèce a été redécrite par GRABDA, 1974.
 - Parasites de Siluriformes d'eau douce en Afrique.
- *S. mazabukae* Yeh, 1957 (nee *S. mazabukae* sensu Khan et Yaseen, 1969, d'après PETER, 1978).
- *S. spiralis* (Baylis, 1923a) ; femelle décrite par BAYLIS, 1923b.
- *S. sp.* Campana-Rouget, 1961.
 - Parasites de Perciformes marins à Hawaii.

- *S. monotaxis* Olsen, 1952.
- *S. istiblenni* Noble, 1966.
 - Parasites de Poissons marins (Athériniformes, Perciformes, Cyprinodontiformes) en Amérique du Nord.
- *S. pereirai* (Annereaux, 1946), redécrite par NOBLE et KING (1960).
 - Parasites de Perciformes marins en Amérique du Sud.
- *S. johnsoni* Guerrero, 1971.
- *S. macaensis* (Vicente et Santos, 1972).
 - Parasites de Perciformes d'eau douce en Guadeloupe.
- *S. dessetae* Petter, Golvan et Tchepprakoff, 1977.
 - Parasites de Siluriformes d'eau douce (Pimelodidae) au Brésil.
Grand spicule de forme simple ; vulve pré-équatoriale :
- *S. pimelodus* (Pinto, Fabio, Noronha et Rolas, 1974).
- *S. solani* (Pinto, Fabio, Noronha et Rolas, 1975).
 - Grand spicule à extrémité postérieure divisée en deux branches ; vulve médiane :
- *S. intermedius* (Pinto, Fabio, Noronha et Rolas, 1974).
- *S. rarus* (Travassos, Artigas et Pereira, 1928) ; redécrite par PINTO, FABIO, NORONHA et ROLAS, 1974.

B. Ailes caudales absentes ou très étroites, papilles cloacales sessiles ou légèrement pédonculées. Parasites de Cypriniformes (Characidae) et de Siluriformes (Trichomycteridae) en Amérique du Sud.

1. Deux à quatre paires de papilles pré-cloacales.

a — Spicules égaux ou peu inégaux, de taille inférieure à 130 μ m.

α . Longueur de l'œsophage glandulaire moins de deux fois celle de l'œsophage musculaire.

- *S. inopinatus* (Travassos, Artigas et Pereira, 1928) ; redécrite par PINTO et NORONHA, 1972, et PINTO, FABIO, NORONHA et ROLAS, 1975.
- *S. fariasi* (Pereira, 1935) ; mise en synonymie avec *S. inopinatus* par PINTO et NORONHA, 1972.
- *S. wrighti* (Pereira, 1935).
- *S. barroslimai* (Pereira, 1935).
- *S. probus* (Pinto et Fernandez, 1972) ; mise en synonymie avec *S. inopinatus* par PINTO, FABIO, NORONHA et ROLAS, 1976.
- *S. krameri* Petter, 1974.
- *S. pexatus* (Pinto, Fabio, Noronha et Rolas, 1976).

β. Longueur de l'œsophage glandulaire plus de deux fois celle de l'œsophage musculaire.

— *S. hilarii* (Vaz et Pereira, 1934).

— *S. cearensis* (Pereira, Vianna Dias et Azevedo, 1936).

— *S. incarocai* Freitas et Ibanes, 1970.

b — Spicules inégaux, le plus petit de taille supérieure à 160 μm.

— *S. chimusensis* Freitas et Ibanez, 1968.

2. Huit à dix paires de papilles pré-cloacales ; spicules inégaux, le plus petit de taille supérieure à 200 μm.

— *S. iheringi* (Travassos, Artigas et Pereira, 1928) ; redécrite par PINTO, FABIO, NORONHA et ROLAS, 1975.

— *S. amarali* (Vaz et Pereira, 1934) ; redécrite par PINTO, FABIO, NORONHA et ROLAS, 1975.

C. Espèces non classées.

Les espèces suivantes n'ont pas été classées, car les femelles sont seules connues.

— *S. kerri* (Pearse, 1933), parasite de *Glossogobius giurus* (Gobiidae, Perciformes) au Siam.

— *S. sp.* (Ali, 1956), parasite de *Ophiocephalus gachua* (Channidae, Channiformes) aux Indes.

— *S. sp.* Yeh, 1957, parasite de Silurc en Afrique.

— *S. sp.* Campana-Rouget, 1961 (= *S. spiralis* sensu Yamaguti, 1954), parasite de *Pseudorhombus arsius* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) aux Célèbes.

— *S. dussumieri* (Bilqees, Khanum et Jehan, 1971), parasite de *Sciaena dussumieri* (Sciaenidae, Perciformes) au Pakistan occidental. Un mâle est décrit, muni de neuf paires de papilles cloacales dont la position n'est pas précisée, mais la figure semble plutôt une extrémité postérieure de femelle.

IV. *Capsule buccale à paroi interne ornée de crêtes longitudinales. Parasite de Symbranchi-forme d'eau douce en Malaisie : genre Malayocamallanus.*

— *Malayocamallanus intermedius* Jothy et Fernando, 1970.

CONCLUSIONS

STROMBERG et CRITES (1973) ont publié un travail sur l'origine et les voies de dispersion des Camallanidae, en se fondant sur la distribution géographique des espèces actuelles et sur leur plus ou moins haut degré de spécificité suivant les régions. Ces auteurs n'ont pas

considéré dans leur étude la morphologie des espèces ; nous avons donc cherché à interpréter l'évolution des Procamlaninae en nous appuyant sur l'étude des caractères évolutifs et sur les affinités morphologiques entre les espèces, pour voir si nos résultats confirmaient les conclusions de ces auteurs.

I. ÉTUDE DES CARACTÈRES ÉVOLUTIFS

1. Capsules buccales

L'évolution des capsules buccales chez les Camallanidae est bien connue grâce à la connaissance des stades larvaires de certaines espèces (voir CAMPANA-ROUGET, 1961*b*), nous présentons donc simplement un schéma montrant nos hypothèses sur l'évolution de ces capsules dans la lignée des Procamlaninae (fig. 1).

A partir de l'ancêtre hypothétique à capsule buccale en deux parties, nous supposons deux lignées.

Dans la lignée des *Procamlanus*, l'arrière-cavité buccale disparaît tandis que la capsule

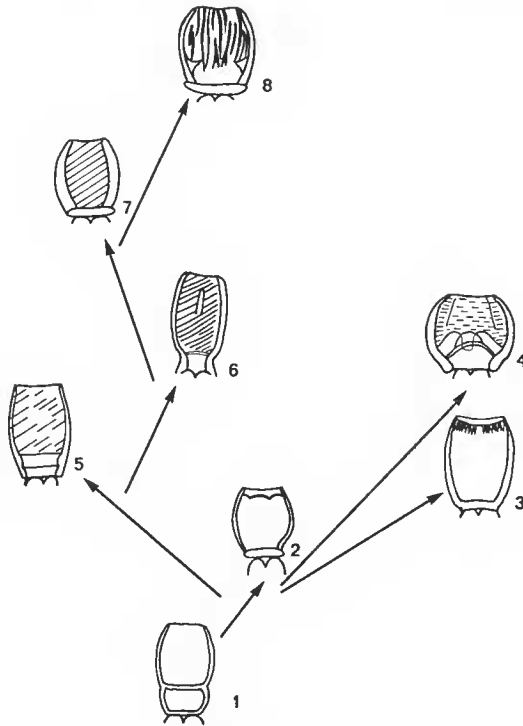


FIG. 1. — Hypothèses sur l'évolution des capsules buccales chez les Procamlaninae.

1, ancêtre hypothétique à capsule buccale en 2 parties ; 2, 3, genre *Procamlanus* (2, *P. laeviconchus* ; 3, *P. mehrii*) ; 4, genre *Onchocamallanus* ; 5, 6, 7, genre *Spirocamallanus* (5, *S. parasiluri* ; 6, *S. gubernaculus* ; 7, *S. olseni*) ; 8, genre *Malayocamallanus*.

buccale reste lisse ; deux rameaux en dérivent, donnant les espèces *P. mehrii* et *P. attui* dont la capsule buccale s'orne de franges d'éléments foliacés, et le genre *Onchocamallanus*, à capsule striée transversalement ; ce genre présente à notre avis une capsule buccale trop spécialisée pour pouvoir être placé dans la lignée des *Spirocamallanus*.

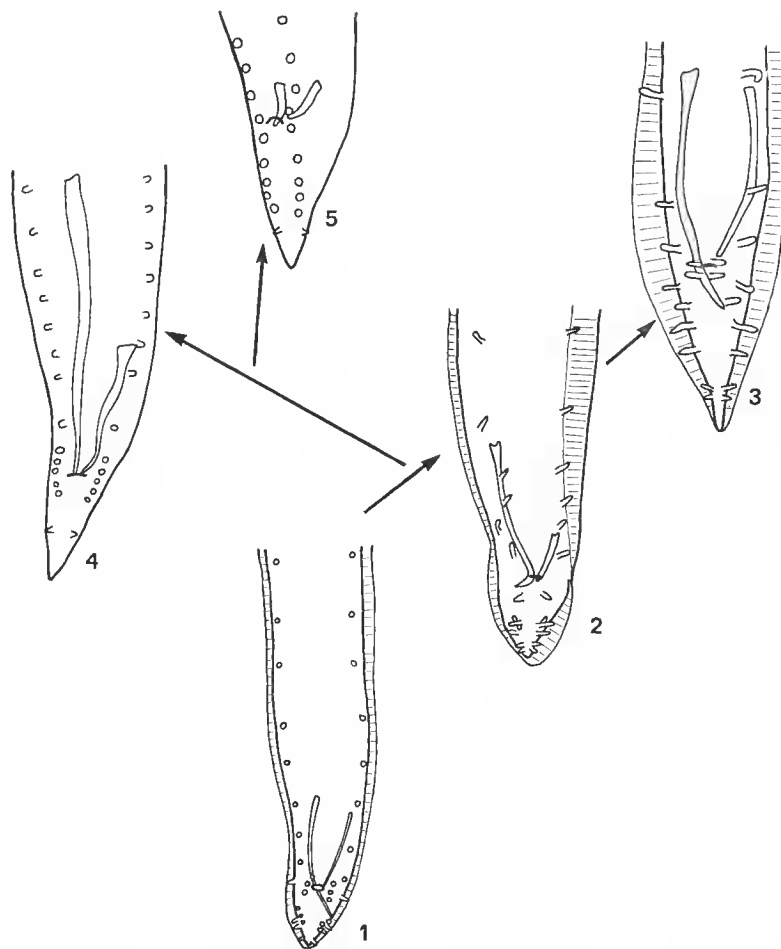


FIG. 2. — Hypothèses sur l'évolution des papilles cloacales chez les Procamlallaninae.

1, *Procamlallanus* de Poissons d'eau douce asiatiques et africains (*P. laeviconchus* d'après MORAVEC, 1975) ; 2, *Spirocamallanus* de Poissons d'eau douce asiatiques (*S. vachai* d'après SINHA et SAHAY, 1965) ; 3, *Spirocamallanus* de Perciformes marins (*S. alii*, dessin original) ; 4 et 5, *Spirocamallanus* de Characidae sud-américains (4, *S. amarali* d'après VAZ et PEREIRA, 1934 ; 5, *S. krameri* d'après PETER, 1974).

Dans la lignée des *Spirocamallanus*, la disparition de l'arrière-cavité buccale se fait progressivement tandis que la paroi s'orne de crêtes spiralées ; nous plaçons à la base de la lignée les espèces comme *S. parasiluri* dont les crêtes spiralées sont interrompues et qui, d'après les figures, présentent une petite arrière-cavité buccale, et les espèces comme *S. guber-*

naculus à crêtes spiralées continues, mais encore munies d'une arrière-cavité buccale ; le genre *Malayocamallanus*, à crêtes longitudinales, est placé au sommet de la lignée.

En dehors de ceux de la capsule buccale, trois caractères nous semblent avoir une valeur évolutive :

2. Extrémités caudales mâles (fig. 2)

La disposition des papilles cloacales la plus primitive nous paraît être celle que l'on rencontre chez des *Procamallanus* comme *P. laeviconchus* ou *P. fukiensis* car elle rappelle celle de certains *Cosmocercoides* ancestraux (on peut comparer par exemple l'extrémité caudale mâle de *Neoxyssomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) avec celle de *Procamallanus laeviconchus* dessinée par MORAVEC, 1975).

Si l'on met à part les *Spirocamallanus* de Characidae sud-américains, on observe au cours de l'évolution :

— une diminution du nombre des papilles pré-cloacales ; il est en effet de 8 à 10 paires chez la majorité des *Procamallanus* ; il est également de 8 ou 9 paires chez des espèces qui par l'ornementation de leur capsule buccale peuvent être considérées comme intermédiaires entre *Procamallanus* et *Spirocamallanus* : espèces à crêtes de la capsule transversales (*Onchocamallanus globoconchus* et *O. ophicephalus*), espèces à crêtes spiralées discontinues (*Spirocamallanus fulvidraconis* et *S. parasiluri*) ; il est de 5 à 7 paires chez la majorité des *Spirocamallanus* parasites de Poissons d'eau douce en Asie, alors qu'il est de trois paires seulement chez les *Procamallanus* et *Spirocamallanus* de Perciformes marins ;

— une stabilisation du nombre des papilles ad-cloacales ventrales à 2 paires accolées au cloaque.

Le type primitif à trois paires ad-cloacales présenté par *Procamallanus laeviconchus* se rencontre chez de nombreux autres *Procamallanus* ; au contraire, chez la plupart des *Spirocamallanus* où ces papilles sont signalées elles sont au nombre de deux paires étroitement accolées aux lèvres du cloaque.

Chez les *Spirocamallanus* parasites de Characidae et Trichomycteridae sud-américains, il semble que l'évolution se soit marquée par un alignement des papilles en rangées sub-ventrales régulières, accompagnée dans l'un des groupes par une réduction du nombre des papilles.

3. Position de la vulve

Dans les deux genres *Procamallanus* et *Spirocamallanus*, elle est généralement médiane ou post-équatoriale chez les espèces parasites de Poissons d'eau douce asiatiques, alors qu'elle devient le plus souvent pré-équatoriale chez les espèces parasites de Perciformes marins ; il ne s'agit bien entendu que d'une tendance évolutive et non d'une règle absolue.

4. Forme de la queue

La présence et le nombre des épines de la pointe caudale n'a aucun caractère évolutif car il peut varier au sein d'une même espèce (voir par exemple KULASIRI et FERNANDO,

1956). Par contre, comme le remarquent CAMPANA-ROUGET et RAZARHELISOA, 1965, on observe une tendance évolutive dans la forme de la queue ; principalement dans le groupe des *Spirocamallanus* parasites de Perciformes marins, elle présente une forme caractéristique avec un appendice digitiforme terminal, généralement muni de deux petites épines.

II. GROUPEMENT DES ESPÈCES PAR AFFINITÉS MORPHOLOGIQUES

Nous avons vu plus haut qu'en se fondant sur les affinités morphologiques, plusieurs groupes peuvent être distingués.

Dans le genre *Procamallanus* :

1. Un groupe caractérisé par un nombre de papilles pré-cloacales compris entre 7 et 10 paires (P. 1, fig. 3) ; par la disposition des papilles cloacales, ce groupe est considéré comme le plus primitif des Procamallaninae. Il est représenté : en Asie, par des parasites de Poissons d'eau douce, principalement Siluriformes ; il se subdivise dans cette région en sous-groupes différant par des ornements de la capsule buccale ou par la taille et la forme des spicules ; le genre *Onchocamallanus* peut être rattaché à ce groupe, qui présente donc en Asie une radiation évolutive ; en Afrique et à Madagascar, par trois espèces parasites de Poissons et deux espèces parasites d'Amphibiens ;

2. Un groupe de trois espèces voisines, à 3 paires de papilles pré-cloacales, parasites de Perciformes marins (Siganidac) au Japon et aux Célèbes (P. 2, fig. 3).

3. Une espèce isolée, avec également 3 paires de papilles pré-cloacales, parasite de Perciforme d'eau douce (Cichlidac) en Amérique du Sud (P. 3, fig. 3).

Dans le genre *Spirocamallanus* :

1. Un groupe parasite de Poissons d'eau douce (principalement Siluriformes) asiatiques, caractérisé par au moins 5 paires de papilles pré-cloacales et des spicules inégaux dont le plus petit est inférieur à 100 μm (S. 1, fig. 3) ; le genre *Malayocamallanus* se rattache à ce groupe. Par le nombre des papilles pré-cloacales, on peut également y rattacher une espèce parasite d'Amphibien en Afrique.

2. Un groupe caractérisé par 3 paires de papilles pré-cloacales et des spicules inégaux dont le plus petit est au moins égal à 100 μm (S. 2, fig. 3). Ce groupe comprend :

— des parasites de Poissons marins, principalement Perciformes, dans le monde entier, ainsi que des parasites de Perciformes adaptés secondairement aux eaux douces en Guadeloupe et en Australie.

— deux espèces parasites de Siluriformes d'eau douce en Afrique.

— 4 espèces parasites de Siluriformes d'eau douce (Pimelodidae) en Amérique du Sud.

3. Un groupe parasite de Characidae et Trichomycteridae en Amérique du Sud (Guyane, Brésil, Pérou), caractérisé par la réduction ou l'absence des ailes caudales, 2 à 4 paires de papilles pré-cloacales et des spicules relativement petits et subégaux (S. 3, fig. 3).

4. Deux espèces parasites de Characidae brésiliens, caractérisées par un grand nombre de papilles pré-cloacales et des spicules inégaux dont le plus petit est supérieur à 200 μm (S. 4, fig. 3).

Indépendamment des groupements délimités ci-dessus, on remarque qu'il existe des affinités morphologiques :

— entre les *Procamallanus* et les *Spirocamallanus* de Poissons marins, par le nombre des papilles pré-cloacales, la taille des spicules et la position de la vulve ;

— entre les *Procamallanus* et le *Spirocamallanus* d'Amphibiens africains : très petite taille et présence de nombreuses pointes à la queue de la femelle ;

— en Amérique du Sud, entre le *Procamallanus* de Cichlidae et deux *Spirocamallanus* de Pimelodidae, par la forme de l'un des spicules divisé à son extrémité distale.

Ces ressemblances peuvent être interprétées comme des phénomènes de convergence ; cependant l'hypothèse d'un polyphylétisme du genre *Spirocamallanus* est également vraisemblable, et dans l'état actuel des connaissances, les deux possibilités doivent être envisagées.

III. CONCLUSIONS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Les données morphologiques nous amènent aux conclusions suivantes sur la paléobiogéographie des Procamlaninae (fig. 3).

1. Leur origine se situe en Asie tropicale, puisque c'est là que l'on observe une radiation évolutive des formes les plus primitives. Ils ont donc dû prendre naissance postérieurement à l'apparition des Ostariophysaires, au moment de la diversification des Siluroïdes en Asie¹.

2. Les deux genres *Procamallanus* et *Spirocamallanus* se sont par la suite adaptés aux Poissons marins, les *Spirocamallanus* marins étant soit issus directement des *Spirocamallanus* asiatiques, soit issus des *Procamallanus* marins. Les *Spirocamallanus* se sont dispersés dans le monde entier par les océans, puisque l'on rencontre le même type morphologique en Australie, aux îles Hawaii, en Guadeloupe et sur les côtes américaines de l'océan Atlantique.

3. En Afrique, le genre *Procamallanus* a le type morphologique des espèces asiatiques, il est donc issu directement de celles-ci et a dû être introduit par les Silures venant d'Asie. Le genre a subi ultérieurement une capture chez les Amphibiens. Par contre, les *Spirocamallanus* de Poissons africains appartiennent par leur morphologie au groupe parasite de Poissons marins et ils seraient donc parvenus en Afrique par leur intermédiaire et non avec les Silures. Le *Spirocamallanus* d'Amphibien ne présente pas d'affinités morphologiques avec les *Spirocamallanus* de Poissons actuels, et il ne semble pas pouvoir en être issu ; il doit donc être issu soit d'espèces arrivées avec les Silures venant d'Asie et aujourd'hui disparues, soit plus vraisemblablement des *Procamallanus* d'Amphibiens si l'on admet le polyphylétisme du genre *Spirocamallanus*.

4. L'origine des Procamlaninae sud-américains pose un problème plus complexe. Le *Procamallanus* appartient par le nombre des papilles pré-cloacales au groupe des *Procamallanus* marins, il peut donc en être issu et être arrivé par les océans ; cependant

1. Les travaux récents placent en effet l'origine des Ostariophysaires soit en Afrique (GÉRY, 1969), soit en Amérique du Sud (NOVACEK et MARSHALL, 1976), avant la séparation de ces deux continents ; les Siluroïdes n'auraient pénétré en Asie qu'après l'isolement de l'Amérique du Sud.

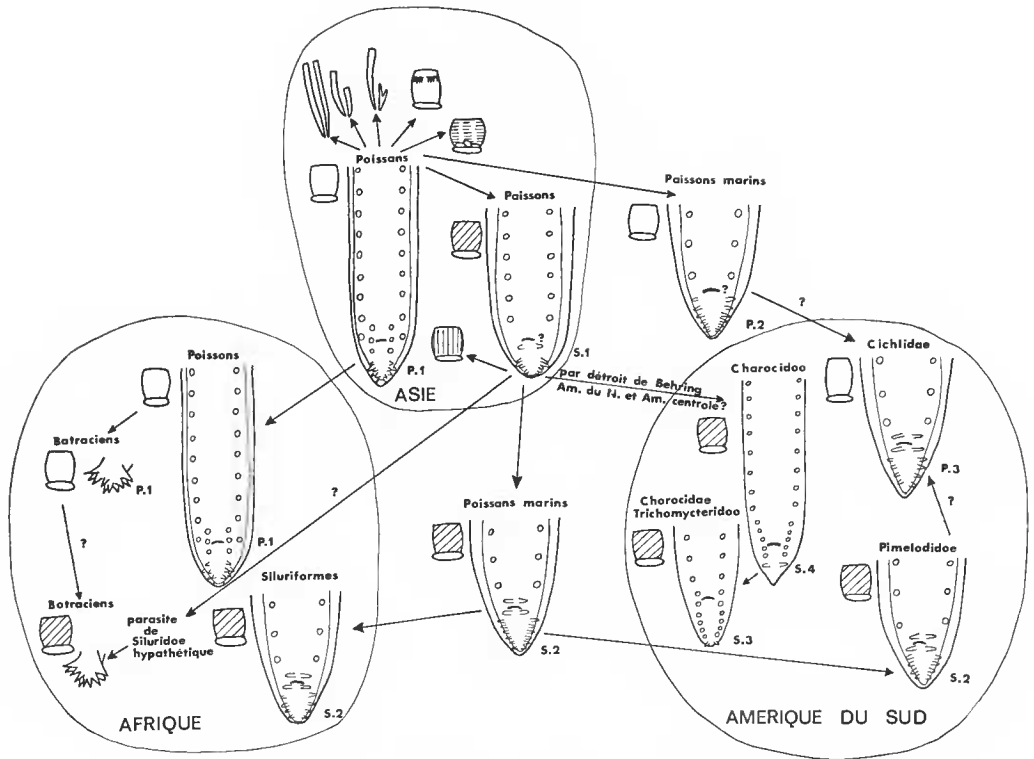


FIG. 3. — Hypothèses sur l'origine et les voies de dispersion des Procamlaninae.

Les signes P. 1, S. 1, etc., correspondent aux groupes morphologiques définis dans le chapitre II des conclusions.

il s'en éloigne par la forme de sa capsule buccale très allongée, d'aspect larvaire ; il paraît impossible a priori d'imaginer une évolution en sens inverse, faisant dériver le *Procamlanus* des *Spirocamlanus* de Pimelodidae voisins, car il faudrait admettre un retour en arrière dans l'évolution des capsules buccales. Nous avons cependant remarqué que les capsules buccales des espèces sud-américaines présentent souvent un aspect aberrant, avec un grand dimorphisme sexuel et une prolongation des phénomènes d'élaboration de la capsule buccale jusque dans le stade adulte ; il n'est donc pas invraisemblable que l'espèce *Procamlanus peraccuratus* ne soit pas un véritable *Procamlanus*, mais une espèce aberrante, dérivant des *Spirocamlanus*.

Les *Spirocamlanus* forment un ensemble hétérogène, constitué par trois groupes morphologiques différents. Il semble que l'on doive admettre pour eux une double origine :

— Les parasites de Pimelodidae appartiennent au groupe des *Spirocamlanus* marins et doivent donc être issus des espèces marines.

— Les parasites de Characidae et Trichomycteridae appartiennent à deux groupes morphologiques spéciaux à l'Amérique du Sud et leur origine est plus difficile à déterminer. Il ne semble pas qu'ils puissent être issus des *Spirocamlanus* de Poissons marins, car il

faudrait admettre pour l'un des groupes une nouvelle migration des papilles ad-cloacales vers les faces latérales, et pour l'autre groupe une nouvelle multiplication des papilles pré-cloacales. L'hypothèse d'une origine africaine émise par STROMBERG et CRITES n'est pas appuyée par la morphologie, car ils ne présentent pas d'affinités avec les *Spirocamallanus* africains actuels, qui sont de type marin¹. Nous devons donc admettre qu'ils sont arrivés d'Asie par l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale ; il reste alors à expliquer l'absence de *Spirocamallanus* de type asiatique dans ces régions ; nous pouvons supposer que ceux-ci ont disparu par suite de l'établissement de conditions climatiques défavorables.

En conclusion, les hypothèses de STROMBERG et CRITES sur l'origine sud-asiatique des Camallanides et la dispersion du genre *Spirocamallanus* par les océans sont donc confirmées par l'étude morphologique des espèces, mais le problème des Procammallaninae africains et sud-américains se montre en fait plus complexe que ne le supposaient ces auteurs, et il semble que l'on doive admettre une double origine pour ces faunes, l'une marine, l'autre continentale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGARWAL, M. P., 1930. — A new nematode *Procammallanus mehrii*, n. sp. from a local siluroid fish *Wallago attu*. *Allahabad Univ. Studies*, **6** (2) : 59-64.
- AGARWAL, S. C., 1958. — On a new species of *Procammallanus* Baylis, 1923 (Nematoda). *Current Sci.*, **27** : 348-349.
- AGARWAL, V., 1966. — On a new nematode *Procammallanus muelleri* n. sp. from the stomach of a freshwater fish *Heteropneustes fossilis*. *Proc. Helminth. Soc. Washington*, **33** (2) : 204-208.
- ALI, S. M., 1956. — Studies on the nematode parasites of fishes and birds found in Hyderabad State. *Indian J. Helminth.*, **8** (1) : 1-83.
- 1960. — On two new species of *Procammallanus* Baylis, 1923, from India with a key to the species. *Indian J. Helminth.*, **34** (1-2) : 129-138.
- ANNEREAUX, R. F., 1946. — A new nematode, *Procammallanus pereirai*, with a key to the genus. *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, **65** (4) : 299-303.
- BASHIRULLAH, A. K. M., 1973. — Two new species of *Spirocamallanus* Olsen, 1952. *Amer. Midland Naturalist.*, **90** (1) : 221-224.
- 1973. — Notes on *Spirocamallanus olsenii* Bashirullah, 1973. *Amer. Midland. Naturalist.*, **92** (1) : 256.
- BASHIRULLAH, A. K. M., et A. K. M. HAFIZUDDIN, 1973. — Two new nematodes (Camallanidae) from freshwater fishes of Bangladesh. *Rivista Parassit.*, **34** (2) : 115-119.
- BAYLIS, H. A., 1923a. — Report on a collection of parasitic nematodes, mainly from Egypt. Part III. Camallanidae, etc. *Parasitology*, **15** (1) : 24-38.
- 1923b. — Note on *Procammallanus spiralis* Baylis, 1923 (Nematoda). *Parasitology*, **15** (2) : 137-138.
- 1929. — Some parasitic nematodes from the Uluguru and Usambara Mountains, Tanganyika Territory. *Annls Mag. Nat. Hist.*, sér. 10, **4** : 372-381.

1. Par ailleurs, les données paléogéographiques sont en contradiction avec l'hypothèse d'une origine africaine pour les Camallanides sud-américains. En effet, si l'on admet que le groupe des Camallanides a pris naissance en Asie au moment de la diversification des Siluroïdes dans cette région, aucune communication n'existait plus à ce moment entre l'Afrique et l'Amérique du Sud.

- BILQUEES, F. M., Z. KHANUM, et Q. JEHAN, 1971. — Marine fish nematodes of West Pakistan. I. Description of seven new species from Karachi coast. *J. Science*, Karachi, **1** (1) : 175-184.
- CAMPANA-ROUGET, Y., 1961a. — Nématodes de Poissons. Expl. hydr. Lacs Kivu, Édouard et Albert (1952-1954). Résultats scientifiques. *Publ. Inst. r. Sci. nat. Belgique*, **3** (4) : 61 p.
- 1961b. — Remarques sur le cycle évolutif de *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) et la phylogénie des Camallanidae. *Annls Parasit. hum. comp.*, **36** (3) : 425-434.
- CAMPANA-ROUGET, Y., et M. RAZARHELISOA, 1965. — *Spirocamallanus olseni* n. sp. (Nematoda, Camallanidae), parasite de Poissons de mer de Nossi-Be. *Annls Parasit. hum. comp.*, **40** (2) : 171-177.
- CAMPANA-ROUGET, Y., et Y. THEREZIEN, 1965. — Un nouveau *Procamallanus* (Nematoda, Camallanidae) chez une Anguille de Madagascar. *Annls Parasit. hum. comp.*, **40** (2) : 165-170.
- CHABAUD, A. G., 1975. — Keys to genera of the order Spirurida. Part I. Camallanoidea, Dracunculoidea, Gnathostomatoidea, Physalopteroidea, Rictularioidea and Thelazioidea. CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates. Edit. Anderson, Chabaud et Willmott. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England, 27 p.
- CHABAUD, A. G., et A. J. PETTER, 1961. — Remarques sur l'évolution des papilles cloacales chez les Nématodes Phasmodiens parasites de Vertébrés. *Parassitologia*, **3** (1-2) : 51-70.
- CHAKRAVARTY, G. K., G. MAJUMDAR, et S. K. SAIN, 1961. — On a camallanid nematode *Neocamallanus heteropneusti* n. gen. et sp. with emendation of the family. *Zool. Anz.*, **166** (5-6) : 221-224.
- CHAKRAVARTY, G. K., G. MAJUMDAR, et S. K. SAIN, 1963. — The nematode genus *Indocamallanus* (nom. nov. pro *Neocamallanus*) in *Heteropneustes fossilis*. *Sci. Culture*, **27** : 415-416.
- FERNANDO, C. H., et J. I. FURTADO, 1962. — Some studies on helminths parasites of freshwater fishes. Proc. First Regional Symposium on scientific knowledge of Tropical parasites, Singapore, 5-9 nov. 1962 : 293-302.
- 1963a. — Helminth parasites of some Malayan freshwater fishes. *Bull. Nat. Hist. Mus. Spore*, **32** : 45-71.
- 1963b. — A study of some helminth parasites of freshwater fishes in Ceylon. *Z. Parasit. Kde*, **23** : 141-163.
- FREITAS, J. F. TEIXEIRA DE, et H. N. IBANEZ, 1968. — Fauna helmintologica del Peru. Nueva especie del genero *Spirocamallanus* Olsen, 1952 (Nematoda, Camallanoidea). *Bol. chileno Parasit.*, **23** (3-4) : 146-148.
- 1970. — Fauna helmintologica del Peru. Nuevo nematodo camallanideo parasito de pez. *Arch. Peruanos Pat. clin.*, **24** : 205-210.
- FUJITA, T., 1927. — On new species of Nematodes from fishes of Lake Biwa. *Jap. J. Zool.*, **1** (5) : 169-176.
- FURTADO, J. I., et K. L. TAN, 1973. — Incidence of some helminth parasites in the Malaysian catfish *Clarias batrachus* (Linnaeus). *Verh. Internat. Verein. Limno.*, **18** : 1674-1685.
- GERY, J., 1969. — The fresh-water fishes of South America. In : E. J. FITTKAU, J. ILLIES, H. KLINGE, G. H. SCHWABE et H. SIOLI, Biogeography and ecology of South America. W. JUNK edit., La Haye : 828-848.
- GRABDA, J., 1974. — Sur quelques parasites de Poissons tropicaux conservés en aquariums. *Przeglad Zoologiczny*, **18** (3) : 419-423.
- GUERRERO, R., 1971. — Helmintos de la Hacienda « El Limon », D. F. Venezuela ; nematodes de Vertebrados I. *Memoria Soc. Cienc. nat. La Salle*, **31** (89) : 175-230.
- GUPTA, S. P., 1959. — Nematode parasites of vertebrates of East Pakistan. III. Camallanidae from Fishes, Amphibia, and Reptiles. *Canad. J. Zool.*, **37** : 771-779.
- GUPTA, N. K., et C. L. DUGGAL, 1973. — On one new and one already known species of the subgenus *Procamallanus* (Baylis, 1923) Ali, 1956 (Nematoda : Camallanidae) from the freshwater fish and a key to the species of the subgenus. *Riv. Parassit.*, **34** (4) : 295-304.

- IVACHKIN, V. M., A. A. SOBOLEV, et L. A. KCHROMOVA, 1971. — Camallanaty jivotnyh i tehloveka. Osnovy Nematodologii, 23, Moskva, Izdat. Akad. Nauk. SSSR, 388 p.
- JOHNSTON, T. H., et P. M. MAWSON, 1940. — Some nematodes parasitic in Australian freshwater fish. *Trans. Roy. Soc. S. Australia*, **64** (2) : 340-352.
- JOTHY, A. A., et C. H. FERNANDO, 1970. — A new Camallanid nematode, *Malayocamallanus intermedius* gen. et sp. nov., from a Malayan freshwater fish, *Fluta alba* (Zuiew) with a key to the genera of the subfamily Procamallaninae. *Helminthologia*, **11** (1-4) : 87-91.
- KALYANKAR, S. D., 1971. — Studies on a known and some new nematode parasites of fishes from India. *Marathwada Univ. J. Sci.*, **10** : 89-107.
- KARVE, J. N., 1941. — Some parasitic nematodes of fishes. I. *J. Univ. Bombay*, sect. B, Biol. Sci, n. sér., **10** : 9-42.
- KARVE, J. N., et G. G. NAIK, 1951. — Some parasitic nematodes of fishes. II. *J. Univ. Bombay*, sect. B, Biol. Sci., n. sér., **19** : 6-37.
- KHAN, D., et A. BEGUM, 1971. — Helminth parasites of fishes from West Pakistan. I. Nematodes. *Bull. Dept Zool. Univ. Punjab.*, n. sér., n° 5 : 1-22.
- KHAN, D., et T. YASEEN., 1969. — Helminth parasites of fishes from East Pakistan. I. Nematodes. *Bull. Dept Zool. Univ. Punjab*, n. sér., n° 4 : 1-33.
- KHERA, S., 1955. — On some species of *Procamallanus* Baylis, 1923 from India. *An. Escuela Nat. Ciencias Biol.*, **8** : 243-252.
- KULASIRI, C., et C. H. FERNANDO, 1956. — Camallanidae parasitic in some Ceylon fish. *Parasitology*, **46** : 420-424.
- KULKARNI, R. B., 1935. — A second species of *Procamallanus* Baylis, 1923 from India. *Proc. Indian Acad. Sci. Allahabad*, **11** : 29-32.
- KUNG, C. C., 1948. — On some new species of Spirurids from terrestrial vertebrates, with notes on *Habronema mansonii*, *Physaloptera paradoxa* and *Hartertia zuluensis*. *J. Helminth.*, **2** (3-4) : 141-164.
- LAL, C., 1965. — Two new species of genus *Procamallanus* Baylis, 1923 from North India. *Labdev. J. Sci. Technol.*, **3** (3) : 199-200.
- LI, H. C., 1935. — The taxonomy and early development of *Procamallanus fulvidraconis* n. sp. *J. Parasit.*, **31** (2) : 103-113.
- MAJUMDAR, G., 1961. — Redescription of *Strongyluris bengalensis*, *Indiana gryllotalpae* and *Procamallanus aspiculus*. *Proc. zool. Soc.*, Calcutta, **14** (2) : 137-144.
- MAJUMDAR, G., et B. K. DATTA, 1972. — Camallanid nematodes of silurid fishes. I. *Spirocamallanus ompoci* sp. n. (Nematoda, Camallanidae). *Acta Parasit. Polonica*, **20** (12-25) : 199-203.
- MAWSON, P. M., 1957. — Some nematodes from fish from Heron Island, Queensland. *Trans. Roy. Soc. S. Australia*, **80** : 177-179.
- MORAVEC, F., 1974. — On some nematodes from Egyptian freshwater fishes. *Věst. Čs. Spol. Zool.*, **38** (1) : 32-51.
- 1975. — The development of *Procamallanus laeviconchus* (Wedl, 1862) (Nematoda ; Camallanidae). *Věst. Čs. spol. Zool.*, **39** (1) : 23-38.
- NOBLE, E. R., 1966. — A new Camallanid nematode from Hawaii. *Pacif. Sci.*, **20** (3) : 360-366.
- NOBLE, E. R., et R. E. KING., 1960. — The ecology of the fish *Gillichthys mirabilis* and one of its nematode parasites. *J. Parasit.*, **46** : 679-685.
- NOVACEK, M. J., et L. G. MARSHALL, 1976. — Early biogeographic history of Ostariophysan Fishes. *Copeia*, n° 1 : 1-12.
- OLSEN, L. S., 1952. — Some nematodes parasitic in marine fishes. *Publs Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, **2** : 173-215.

- OSMANOV, C. O., 1964. — Nouvelles données sur les helminthes de Poissons de l'Ousbekistan. *Vestn. Karakalp. Fil., AN Ouz CCP*, **2** : 38-42.
- PANDE, V. P., B. B. BHATIA, et P. RAI, 1963. — On two new species of *Procamallanus* Baylis, 1923 from India. *Indian J. Helminth.*, **15** (2) : 101-103.
- PEARSE, A. S., 1933. — Parasites of Siamese fishes and Crustaceans. *J. Siam. Soc. Nat. Hist. Suppl.*, **9** (2) : 179-191.
- PEREIRA, C., 1935. — Ascaridata e Spirurata parasitos de peixes do Nordeste Brasileiro. *Arch. Inst. Biol., São Paulo*, **6** : 53-62.
- PEREIRA, C., M. V. DIAS, et P. AZEVEDO, 1936. — Biologia do nematoide *Procamallanus cearensis* n. sp. *Arch. Inst. Biol., São Paulo*, **7** : 209-226.
- PETTER, A. J., 1974. — Deux nouvelles espèces de Nématodes Camallanina parasites de *Hoplerhythrinus unitaeniatus* (Characidae, Cypriniformes) en Guyane ; création d'une nouvelle famille : les Guyanemidae (Draeuneuloidea). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n^o 232, Zoologie 156 : 803-812.
- 1987. — Quelques Nématodes Camallanidae parasites de Poissons en Malaisie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n^o 515, Zoologie 354 : 319-330.
- PETTER, A. J., Y. J. GOLVAN, et R. TCHEPRAKOFF, 1977. — Nématodes de Poissons de rivière en Guadeloupe. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris.*, 3^e sér., n^o 428, Zool. 298 : 159-171.
- PINTO, R. M., S. P. FABIO, D. NORONHA, et F. J. T. ROLAS, 1974. — *Procamallanus* brasileiros. Parte 1 (Nematoda, Camallanoidea). *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **72** (3/4) : 205-222.
- 1975. — Novas contribuições ao conhecimento do gênero *Procamallanus* (Nematoda, Camallanoidea). *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **73** (3) : 183-191.
- 1976. — Novas considerações morfológicas e sistematicas sobre os *Procamallanus* brasileiros (Nematoda, Camallanoidea). *Mems Inst. Oswaldo Cruz*, **74** (1) : 77-84.
- PINTO, R. M., et B. M. M. FERNANDES, 1972. — Sobre *Procamallanus probus* sp. n. (Nematoda, Camallanoidea). *Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro*, **15** (3) : 133-136.
- PINTO, R. M., et D. NORONHA, 1972. — Redescrição de *Procamallanus inopinatus* Travassos, Artigas et Pereira, 1928 (Nematoda, Camallanoidea). *Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro*, **15** (2) : 105-108.
- SAHAY, U., 1966. — On a new nematode of the genus *Spirocamallanus* (Camallanidae, Procamallaninae, Nematoda) with a review of the genus. *Indian J. Helminth.*, **18** (2) : 114-122.
- SAHAY, U., A. SINHA, et M. P. P. SINGH, 1970. — A discussion on the validity of the species *Procamallanus confusus* Fernando et Furtado, 1963. *Indian J. Sci. Industry*, B (Animal Sei.), **4** (1) : 45-47.
- SINHA, D. P., et U. SAHAY, 1965. — On a new species of *Spirocamallanus* Olsen, 1952 (Camallanidae, Procamallaninae, Nematoda) from *Eutropichthys vacha*. *Ind. J. Helminth.*, **17** (1) : 49-53.
- 1966. — On a new species of *Procamallanus* (Camallanidae, Nematoda) with a discussion on the validity of the genus *Indocamallanus* Chakravarty et al., 1961. *Zool. Anz.*, **176** (5) : 384-388.
- SKRYABINA, E. S., 1971. — Helminth fauna of *Pseudoscaphirynchus kaufmanni*. *Trudy Gel' mntologicheskoi Laboratorii (Voprosy Biologii, Fiziologii i Biokhimii Gel'mintov Zhivothykh i Rastenii)*, **21** : 92-95.
- SOOD, M. L., 1967. — On some species of the genus *Procamallanus* Baylis, 1923 from fresh water fishes of India. *Proc. natn. Acad. Sci. India*, sect. B, **37** (3) : 291-303.
- 1968. — Some nematode parasites from fresh water fishes of India. *Indian J. Helminth*, **20** (2) : 83-110.
- SOUTHWELL, T., et A. KIRSCHNER, 1937. — On some parasitic worms found in *Xenopus laevis*, the South African elaved Toad. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **31** (2) : 245-265.

- STROMBERG, P. C., et J. L. CRITES, 1974. — Specialization, body volume, and geographical distribution of Camallanidae (Nematoda). *Systematic Zool.*, **23** (2) : 189-201.
- TÖRNQUIST, N., 1931. — Die Nematodenfamilien Cucullanidae und Camallanidae. Meddelanden fran Göteborgs Musei Zoologiska Avdelning 55. *Femte Följden*, sér. B, **2** (3) : 441 p.
- TRAVASSOS, L., P. ARTIGAS, et C. PEREIRA, 1928. — Fauna helminthologica dos Peixes de agua doce do Brasil. *Arch. Inst. Biol. São Paulo*, **1** : 5-68.
- VAZ, Z., et C. PEREIRA, 1934. — Contribuição ao conhecimento dos nematoides de peixes fluviais do Brasil. *Arch. Inst. Biol., São Paulo*, **5** : 87-103.
- VICENTE, J. J., et E. SANTOS, 1972. — Sobre um novo nematodeo camalanideo parasito de peixe marinho (Nematoda, Camallanoidea). *Atas Soc. Biol. Rio de Janeiro*, **15** (3) : 145-147.
- VUYLSTEKE, C., 1964. — Vermes — Nematoda. *Annls Mus. Roy. Afr. Centr.*, Tervuren, Sér. Sci. Zool., **132** : 41-66.
- WANG, P., et X. LING, 1975. — Some nematodes of the suborder Camallanata from Fujian Province, with notes on their life-histories. *Acta Zoologica Sinica*, **21** (4) : 350-358.
- YAMAGUTI, S., 1935. — Studies on the helminth fauna of Japan. Part 9. Nematodes of fishes, I. *Jap. J. Zool.*, **6** (2) : 237-386.
- 1941. — Studies on the helminth fauna of Japan. Part 33. Nematodes of fishes, II. *Jap. J. Zool.*, **9** (3) : 343-396.
- 1954. — Parasitic worms mainly from Celebes. Part 9. Nematodes of fishes. *Acta Medicine Okayama*, **9** (1) : 122-133.
- YEH, L. S., 1957. — On a new nematode, *Spirocamallanus mazabukae* sp. nov., from freshwater fish in Southern Africa. *J. Helminth.*, **31** (3) : 126-130.

Manuscrit déposé le 6 octobre 1977.